

裸藻类植物的分支系统学研究*

施之新

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

CLADISTIC ANALYSIS OF EUGLENOIDS

Shi Zhi-xin

(Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

Abstract A study on phylogenetic relationships in euglenoids is made using the principles of cladistic analysis. In the analysis, 33 genera (i. e. OTUs) of euglenoids were selected and 35 informative characters were used. Three criteria, "outgroup comparison", "commonality principle" and "principle of character correlation", were used in the polarity determination of character states. The sister group of euglenoids ought to be Kinetoplastids in protozoan on the basis of the flagellate structure and molecular biological evidences. Because the euglenoid fossil evidence is inadequate and such fossils, even present, have a very simple ontogenetic process, "fossil evidence" and "recapitulation law" are not used to determine primitiveness.

A data matrix was constructed by the 33 OTUs and 35 characters. The data matrix was analysed with "evolutionary extremal aggregation method". A reasonable parsimonious cladogram (length=251, parsimonious coefficient=0.2159, was constructed and used as a basis for discussing the phylogenetics of euglenoids.

In the cladogram, the euglenoids may be divided into five large groups. The cladistic points 51 and 48 are the most primitive euglenoids, which are phagotrophic, colourless euglenoids and in closely related to Kinetoplastids in protozoan; the point 62 is green euglenoids, which probably evolved by endosymbiosis between phagotrophic colourless euglenoids and green algae; the point 58 is the most complex group, containing advanced green euglenoids in evolution and saprophytic colourless euglenoids which probably evolved from green euglenoids by losing their chloroplasts; the point 37 is a rare group, parasitic euglenoids with many flagella.

According to the phylogeny of euglenoids in the cladogram, a classification which includes one division, one class and five orders may be proposed. It is obviously different from the former systems set up by other biologists.

Five subgenera of *Euglena* may be identified as independent genera on the basis of their

* 国家自然科学基金资助项目。

工作中承戴尚真同志热情帮助, 谨表谢忱。

1994-08-04 收稿。

characters and evolutionary lines in the cladogram.

Key words euglenoids; cladistic analysis

摘要 本文选取了裸藻类的 33 个属级分类单位,以及它们的 35 个性状,利用分支系统学的原理和方法,对性状的演化极性进行了分析,同时对性状间的极性关系进行了和谐性分析,使性状间极性关系处在较为合理的状态,然后建立了分支分析的数据矩阵。应用徐克学建立的“演化极端结合法”进行微机运算,得简约系数远小于 1(0.2159)的分支谱系图。根据分支谱系图对裸藻类的系统发育关系进行了探讨,并与已有的关于裸藻类分类系统和演化假设进行了比较。在此基础上按照裸藻类的亲缘关系及单系原则,对裸藻类的分类等级进行了划分,初步提出了建立 1 门 1 纲 5 目的分类系统。按照在分支谱系中的演化地位,认为裸藻属的 5 个亚属,明显地都应是独立的属。同时对裸藻类的共生起源与演化的关系也进行了讨论。

关键词 裸藻类;分支分析

裸藻类是自然界中生物演化过程中的一个独立支系,兼有动植物双重的性状。本世纪 40 年代后期,由于发现了单鞭毛种类中具有残留的短鞭毛,以及绿色裸藻在一定条件下能消色的现象,提出了等长的双鞭毛种类为原始的类型,无色裸藻是从绿色裸藻转化而来的假设。但是自 70 年代以来,叶绿体内共生起源理论的提出(Margulis, 1970)及其随后的有关研究,已发现不少论据可证明绿色裸藻是经共生演化来的(Gibbs, 1981, 1978; 李靖炎, 1979)。近期对裸藻类鞭毛器超微结构的深入研究(Nancy *et al.*, 1994; Patricia *et al.*, 1993)以及分子生物学的研究(Famer *et al.*, 1994^{*}),基本上可证明吞食性的无色裸藻与原生动物中的动基类(Kinetoplastids)具有同源性。这不仅说明了裸藻类的细胞主体来源于原生动物,并提出了如下观点:绿色裸藻是由吞食性的无色裸藻与绿藻共生演化后发展而成的,而腐生性的无色裸藻再由绿色裸藻失去叶绿体分化(退化)而来的。

有关裸藻类形态分类的研究已有 100 多年的历史,最早以营养方式,把裸藻类划分成 3 个科(Klebs, 1883),并一直沿用了很长时间,后虽有变动,但基本的分类观点是相同的(Christen, 1962; Huber-Pestalozzi, 1955; Smith, 1950; Hollande, 1942)。直到 1967 年,Leedale 总结了裸藻类形态学、细胞学、生态学研究的成就,对裸藻类的演化及分类系统作了很大的变动,建立了 1 纲 6 目 6 科的分类系统(Leedale, 1967)。这个分类系统明显地比以前的要合理完整,并得到了多数学者的赞同。但是 Leedale 在研究中仍遵循了传统分类的原则,因此不可避免地出现偏差与不足,其中最主要的是由于趋同演化(或平行演化)而导致复系或并系类群的存在。如在 Leedale 的谱系图中(Leedale, 1978, 1967),*Astasia* 由 *Euglena*、*Khawkinea* 和 *Distigma* 共同演化来的;*Menoidium* 是由 *Rhabdomonas* 和 *Parmidium* 共同演化来的。很显然这样的演化程序混淆了彼此间的亲缘关系,因而也是不合理的。按照分支系统学的观点,生物类群必须是由同一祖先所衍生且包括它所产生的所有后代,其亲缘关系也必须是先后有序的(李岗, 1993; 周明镇等, 1983; Hennig, 1966)。造成 Leedale 分类系统中缺点的主要原因是他简单地引用了生物形态相似性原则。因为生物的相似性可分成近祖共性(即共有祖征)、趋同相似和近裔共性(即共有衍

* 第五届国际藻类学术大会论文摘要; Famer, N. A. *et al.* 1994. Taxonomy and evolutionary relationships of euglenoid flagellates. Abstracts in "the Fifth International Phycological Congress", p. 8.

征),其中只有近裔共性的相似类型才能有效地确定生物间亲缘关系的程序,并建立彼此间有序的进化关系(李岗,1993;周明镇等,1983;Hennig,1966)。分支系统学就是以近裔共性为基本原则来进行生物的系统分析的。本文在分支系统学的原理和方法指导下,对裸藻类的系统发育进行了探讨。

1 性状分析

1.1 单系类群的确认 进行分支分析类群必须是一个单系类群,否则将是无意义的。而裸藻类是一支具有独特形态特征的自然类群,这些特征主要有:表质的条纹结构,前端烧瓶形的沟-泡系统,副淀粉性质的贮藏物质,具某些间核性状的细胞核等等。这些性状非常明显地区别于其它藻类和原生动物,由此可以表明它们是由同一祖先所衍生下来的生物类群,无疑也是一支单系类群。

1.2 分类单位和性状的选择 由于裸藻类中有不少属(约15%)是可疑的,有些单种属只见一次报道,其可靠性也是值得探讨的,因此,本文选择了裸藻类中占重要或较重要地位的28个属和5个亚属,共33个分类单位(约占已知属的83%)作为基本研究对象。其中的5个亚属均属于 *Euglena* 属,由于它们的特征差别较大且在演化上具重要的意义,因此也把它们列为本文分析的基本分类单位(表1)。

对裸藻类的形态特征进行全面的比较分析后,选取其中35个性状作为分支系统学研究的基础(表2)。

1.3 性状的极性分析 根据鞭毛器的超微结构特征(Nancy *et al.*, 1994; Patricia *et al.*, 1993)和分子生物学方面的证据(Famer *et al.*, 1994)可以确认原生动物中的动基类(Kinetoplastids)是裸藻类的姐妹群。由于裸藻类无细胞壁,表质都比较柔软,难以在地层中被矿化成化石;同时,它们都为单细胞又无有性生殖。因此,很难用化石证据及生物发生律来判断性状的极性。本文主要应用外类群比较、普遍性原则和性状相关原则进行极性分析。普遍性原则是以最常见的性状状态作为极性的原始状态。而性状相关原则是确定一个类群为原始的类型,那么与之相关的全部或大部分特征都同时处在原始的状态(李岗,1993)。各性状极性的具体分析(表2)如下:

1.3.1 细胞外形(表2:1,2,3,4,5,6) 按照外类群比较和性状相关原则,变形、横切面圆形、尾端不特化、线纹的螺旋走向、无沟脊,均为原始的祖征状态;而形状固定、横切面侧扁、后端特化成尾刺或无尾、具沟脊都是相应的衍征状态。

1.3.2 囊壳(表2:7,8,9,10,11,12,13,14) 因为有证据说明囊壳种类是由无囊壳种类演化来的(Hindak, 1982),因此原始的裸藻类型是无囊壳的,而具囊壳是衍生的性状。在具囊壳的种类中,囊壳无色、无纹饰、无领、无加厚环、开孔大、领与壳体界限不明显、不分层及细胞在囊壳内自由活动都是原始的状态,而与这些状态不同或相对的都是衍征。

1.3.3 鞭毛(表2:15,16,17,18,19,20,21) 裸藻类的鞭毛形态多样,从细胞学的超微结构证据表明在许多种类中具退缩鞭毛的残留(Buetow, 1968; Leedale, 1967),而且这种现象在其它鞭毛藻类中也存在(Lee, 1989),因此单鞭毛是衍生的特征状态。另一方面按照外类群比较可知在动基类中双鞭毛的种类绝大多数是拖鞭毛长于游泳鞭毛,这样,在裸藻类中拖鞭毛长于游泳鞭毛的特征应为祖征状态,与此相应的拖鞭毛副鞭杆(PAR2)

和轴柱的大小,应是由大到小演化的。按照性状相关原则,游泳鞭毛直向的特性是祖征状态,而螺旋波动为衍征状态。极少数裸藻是多鞭毛的(超过 2 条),这是由于细胞发生突变生毛体出现多次分裂而形成的,因此它也是一个衍征。

表 1 裸藻类分支分析的矩阵
Table 1 The data matrix for cladistic analysis of euglenoids

分类单位 OTU			性状 Characters
No.	属 Genera	缩写	No. 1, 2, 3.....35
1	双鞭藻属 <i>Eutreptia</i>	Eut.	00000000000000001212010111100010000
2	多形藻属 <i>Distigma</i>	Dis.	00000000000000002212020243500020002
3	硬裸藻亚属 <i>Rigidae</i>	Rig.	30110000000000103312110132420010001
4	透镜裸藻亚属 <i>Lentiferae</i>	Len.	10000000000000103312110132410010001
5	肠形裸藻亚属 <i>Catilliferae</i>	Cat.	00000000000000103312110121200010001
6	辐射裸藻亚属 <i>Radiatae</i>	Rad.	00000000000000103312110111100010001
7	蛇形裸藻亚属 <i>Serpentes</i>	Ser.	00100000000000103312110121310010001
8	卡克藻属 <i>Khawkinia</i>	Kha.	00000000000000103312110243500020002
9	变胞藻属 <i>Astasia</i>	Ast.	00000000000000103312120243510020001
10	似卷藻属 <i>Cyclidiopsis</i>	Cyc.	30000000000000103312110243520020002
11	囊裸藻属 <i>Trachelomonas</i>	Tra.	00000012234311103312110121200010001
12	陀螺藻属 <i>Strombomonas</i>	Str.	00000011123211103312110121200010002
13	克勒伯藻属 <i>Klebsiella</i>	Kle.	00001012112132103312110122400010002
14	瓶裸藻属 <i>Ascoglena</i>	Asc.	00000012111121103312110122400010102
15	柄裸藻属 <i>Colacium</i>	Col.	10001000000000103312110121200011102
16	鳞藻孔属 <i>Lepocinclis</i>	Lep.	40010000000000103312110132420010002
17	扁裸藻属 <i>Phacus</i>	Pha.	40510100000000103312110132420010001
18	杆胞藻属 <i>Rhabdomonas</i>	Rha.	41102000000000103311220243510020002
19	螺肋藻属 <i>Gyropaigne</i>	Gyr.	41000000000000103311220243500020002
20	弦月藻属 <i>Menoidium</i>	Men.	42502000000000103311220243520020002
21	楔胞藻属 <i>Sphenomonas</i>	Sph.	42000100000000002211020243501020001
22	萼胞藻属 <i>Calycimonas</i>	Cal.	40000100000000103311200000000000002
23	瓣胞藻属 <i>Petalomonas</i>	Pet.	42502100000000103311200000000000002
24	背沟藻属 <i>Notosolenus</i>	Not.	42502100000000002100000000000000002
25	龙骨藻属 <i>Tropidoscaphus</i>	Tro.	41300100000000002100000000000000001
26	异鞭藻属 <i>Anisonema</i>	Ani.	32502100000000000000000000000000002
27	异丝藻属 <i>Heteronema</i>	Het.	00000000000000002100000000000100001
28	袋鞭藻属 <i>Peranema</i>	Per.	00000000000000002100000000000100002
29	壶藻属 <i>Urceolus</i>	Urc.	30001000000000103310200000000100001
30	双丝藻属 <i>Dinema</i>	Din.	20402100000000000100000000000100001
31	内管藻属 <i>Entosiphon</i>	Ent.	42202100000000000100000000000200002
32	裸形藻属 <i>Euglenamorphia</i>	Eugm.	00001000000000014322011132400010012
33	七鞭藻属 <i>Hegneria</i>	Heg.	00000000000000024322020243500020012

性状状态的编码:性状的原始状态为 0, 衍征状态按递进演化的顺序依次为 1、2、3 等。
The codes of character states: plesiomorphic state was coded 0, apomorphic states were coded (1, 2, 3 etc.) according to their progressive change.

1. 3. 4 感光器(表 2:22, 23) 眼点和副鞭体是裸藻类的感光器, 它们绝大多数是与叶绿体同步存在的, 因此它们的性状状态也与叶绿体同步。即吞食性无色裸藻无感光器是最原始状态, 绿色裸藻具感光器是衍征状态, 而腐生性无色裸藻, 其感光器是因叶绿体的消

退而消退的(至今有些腐生性无色裸藻仍保留有感光器)。

1.3.5 叶绿体与蛋白核(表 2:24, 25, 26, 27) 叶绿体是裸藻类重要的性状之一,但是绿色裸藻类的叶绿体是吞食性无色裸藻与绿藻类经共生后形成的(Patricia, 1993; Gibb-

表 2 裸藻类性状及其极性
Table 2 The characters and their polarity of euglenoids

编号	性 状	极 性
1	表质的硬化程度性及变形	非常柔软,活跃变形→较软,能变形→中度硬化,形状可变化至略变形→中度硬化,形状略变→硬化,局部略能变形→高度硬化,不变形
2	表质条纹的走向	螺旋形→略螺旋形→直向
3	横切面形状及其背腹性	圆形,无背腹之分→椭圆形,无背腹之分→扁形,无背腹之分→扁形,背腹略有分化→扁形,背腹明显分化→高度侧扁,背腹高度分化
4	后端特征之一	渐尖或圆形→尖尾刺
5	后端特征之二	渐尖或尖尾刺→乳头状突出→圆形
6	沟和脊	无沟脊→具沟脊
7	囊壳的有无	无囊壳→具囊壳
8	囊壳的颜色	无囊壳→无色或微黄→黄棕色或更深色
9	囊壳的纹饰	无囊壳→平滑或皱纹→具各种纹饰
10	囊壳鞭毛孔的特征之一	无囊壳→无领和加厚环→具领,但无加厚环→具领和加厚环
11	囊壳鞭毛孔的特征之二	无囊壳→开口宽大,不呈孔状→孔略宽→孔小
12	孔领与囊壳间的界限	无囊壳→无孔领→界限不明显→界限明显
13	囊壳内的原生质体	无囊壳→自由活动→略附生在囊壳内→由胶质丝附在囊壳内
14	囊壳的分层	无囊壳→不分层→分层
15	鞭毛的减少	2 条或更多条→仅 1 条
16	鞭毛的增加	2 条或 1 条→3 条→7 条
17	拖鞭毛的相对长度	拖鞭毛长于游泳鞭毛→拖鞭毛几乎等长于游泳鞭毛→拖鞭毛短于游泳鞭毛→拖鞭毛退缩成残根→无拖鞭毛残根,几乎消退
18	拖鞭毛副鞭杆(PAR ₂)大小	大型(平均直径约 755nm)→大于 400nm→小于 400nm→无 PAR ₂
19	拖鞭毛轴柱的直径	直径大于 200nm→直径小于 200nm→拖鞭毛残根
20	游泳鞭毛的活动状态	直向,仅端部波动→直向略带波动→方向不定,螺旋形波动
21	拖鞭毛残根	拖鞭毛不退缩成残根→退化成明显的残根
22	感光器	无感光器→具感光器→感光器消退
23	副鞭体的数目	无副鞭体或仅 1 个→多个
24	叶绿体	无叶绿体→获得叶绿体→失去叶绿体
25	叶绿体的形状	无叶绿体→星状→盾状或大盘状→小盘状→失去叶绿体
26	叶绿体有无蛋白核	无叶绿体→具蛋白核→无蛋白核→失去叶绿体
27	叶绿体中的蛋白核鞘	无叶绿体→鞘由许多小副淀粉粒组成→具表壳形的鞘→无鞘→无蛋白核→失去叶绿体
28	副淀粉粒	仅为小颗粒状且数量不定,或为其它糖类→具定形但不定数不定位的大颗粒→具定形定数定位的大颗粒
29	贮藏物质	副淀粉→其它多糖类
30	杆状器	无杆状器→具杆状器→具粗长的杆状器
31	营养方式	吞食营养→光合自养→腐生营养
32	藻体类型	单细胞→不定群体
33	生活方式 1	自由游动→附生
34	生活方式 2	独立生活→寄生
35	生态适应	盐生半盐生→半盐生至淡水→淡水

s, 1981, 1978), 而后绿色裸藻失去叶绿体而形成腐生性的无色裸藻(Patricia, 1993), 因此吞食性无色裸藻类叶绿体缺乏的特点是最原始状态, 绿色裸藻类具叶绿体是一次衍征的状态, 而腐生性无色裸藻类失去叶绿体是二次衍生的特征。

1.3.6 贮藏物质(表 2:28, 29) 副淀粉是裸藻类中特有的同化产物, 它的形态多样, 其中以数多呈小颗粒形态及不规则地分布为原始的祖征, 而具定形定数定位的大颗粒为进化的衍征。在极少数的无色裸藻中, 其贮藏物质是其它不知名的糖类, 这是一种突变现象, 因此也是衍征。

1.3.7 杆状器(表 2:30) 在有些以吞食营养方式为主的无色裸藻类中, 具能协助吞食的杆状器结构, 但是在动基类中是无杆状器的, 因此按性状的外类群比较原则, 裸藻类中具杆状器的特性应是衍征。

1.3.8 营养方式(表 2:31) 在裸藻类中包含有生物的 3 种营养方式: 光合自养, 渗透性的腐生营养及吞食营养, 很显然吞食营养为最原始的性状, 自养是一次衍征, 腐生是二次衍征。

1.3.9 藻体类型(表 2:32) 在裸藻类中绝大多数是单细胞类型, 仅极少数是不定群体类型, 很自然单细胞是原始的, 后者是衍生的。

1.3.10 生活方式(表 2:33, 34) 绝大多数的裸藻是自由活动的, 仅极少数是衍生的附生状态。另一方面大多数种类是独立生活在自然水体中, 仅少数寄生在高等脊椎动物中, 因此, 寄生是衍生特性。

1.3.11 生态环境(表 2:35) 大多数裸藻是淡水性的, 仅少数是盐生或海产的类群。由于生物的生态习性是由海产逐步演化成淡水性的, 因此盐生是祖征, 淡水性是衍生的特性。按照以上的极性分析, 依性状状态的演化顺序给予非负整数编码(表 2), 其中 0 表示原始的祖征状态。在所有的性状进行编码之后, 建立一个用于分支分析的原始数据矩阵(表 1)。

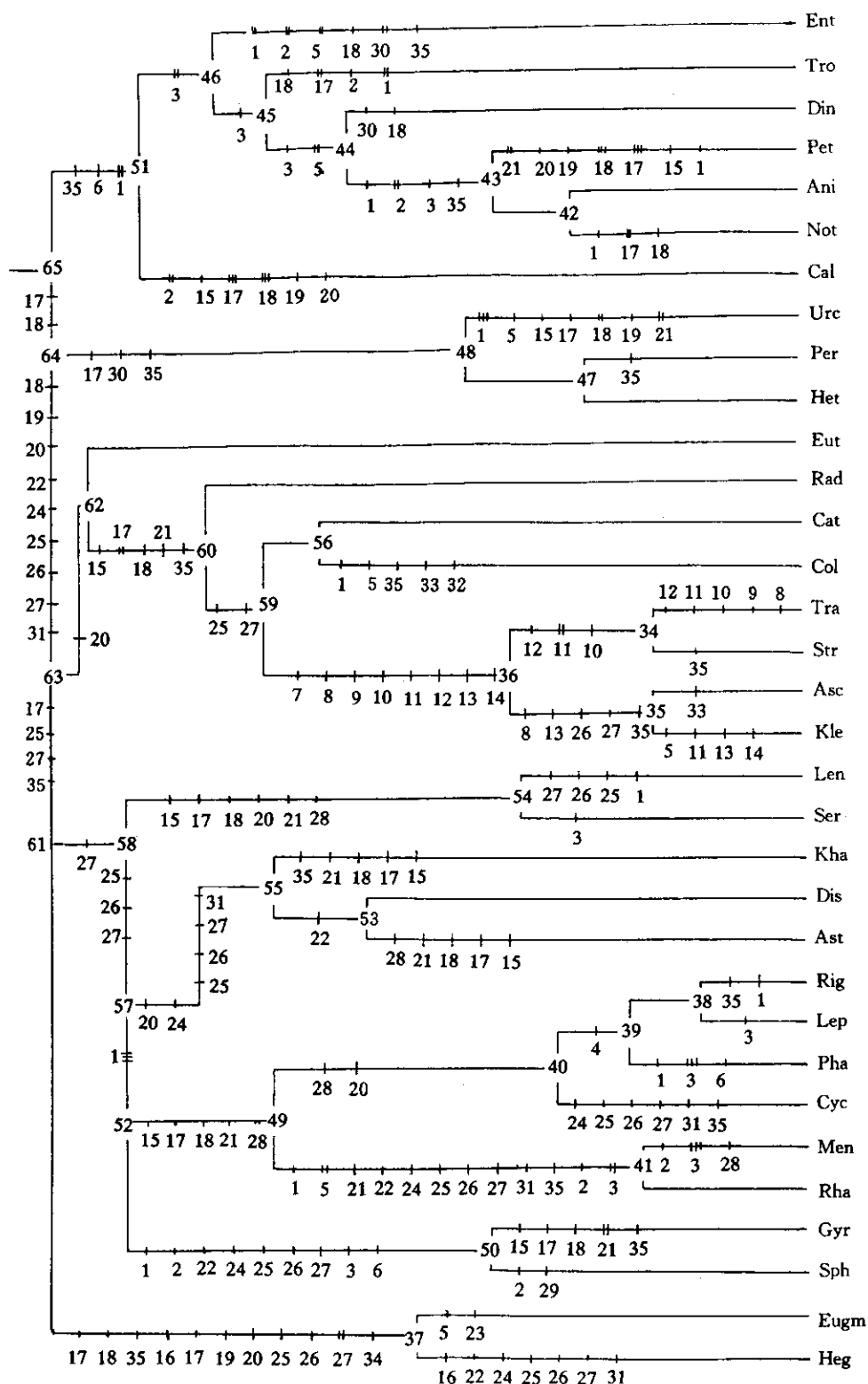
2 运算方法

笔者根据徐克学(1994a)的和谐分析法对性状极性的和谐性进行了分析, 以调整各种性状演化极性的关系, 最后使它们之间的关系除个别性状外, 都处于和谐的状态(不和谐系数: $C=0\sim0.2$)和基本上和谐的状态($c=0.3\sim0.4$), 总的不和谐系数为 0.3746, 也反映了整个数据矩阵处在基本和谐的状态。然后应用“演化极端结合法”(徐克学, 1993a, 1993b) 以及相应的计算机程序, 在微机上进行分支运算。

3 结 果

3.1 分支运算结果的可靠性 图 1 是分支分析运算的结果, 分支图最大步长为 872, 最小步长为 80, 实际步长为 251, 简约系数为 0.2159, 远小于 1, 因此运算结果较合理可靠。

图 1 裸藻类分支分析谱系 分支谱系图的最大步长=872, 最小步长=80, 实际步长=251, 简约系数=0.2159; 谱系图中每个分支点以数字表示, 除分支点外的数字表示性状(参照表 2), 缩写字表示属(参照表 1)。
Fig. 1 The cladogram of euglenoids The maximum length of the cladogram=872, the minmum=80, the actual length=251, the parsimonious coefficient=0.2159; cladistic points in the cladogram are by show of numbers, the numbers besides cladistic points refer to the characters in table 2; the abbreviations show genera to refer to table 1.



3.2 分支演化过程 从分支的结果可以看出,整个裸藻类有5个大分支,分别为:

第一大分支(分支点51)是原始的吞食性无色裸藻类,主要特征为表质硬化和具沟脊,拖鞭毛长于游泳鞭毛,它们中有些种类与动基类(原生动物)中的波豆虫类很相近。

第二大分支(分支点48)也是原始的吞食性裸藻类,主要特征是表质柔软、游泳鞭毛粗状而长,拖鞭毛远短于游泳鞭毛和具发达的杆状器。

第三大分支(分支点62)是吞食性无色裸藻类与单细胞的藻绿经共生后获得叶绿体而形成的自养性绿色裸藻类,其中 *Eutreptia* 具几乎等长的双鞭毛、星状叶绿体和小型的PAR等特征是最原始的绿色裸藻,而单鞭毛、具囊壳或附生性的种类是进化的类型。

第四大分支(分支点58)是演化上最复杂的一支,它不仅分类单位多,而且自养性和腐生性的种类交叉出现。该大分支也是从原始的双鞭毛绿色裸藻类祖先(分支点63)演化来的,因此它最先分出的种仍是较低级的绿色种类(分支点54),在以后的演化中,才形成腐生性无色裸藻(分支点55,50.49和40)和高级的绿色种类(分支点39)。

第五大分支(分支点37)是等长多鞭毛的寄生类群,种类不多,其重要性也不如其它分支类群。

3.3 裸藻类分类等级的划分 按照分支演化发展的过程以及分支系统学的单系原则,裸藻类的分类等级可作如下划分:由于裸藻类相对独立于其它门的藻类,因此把它作为一个门是合理的,门下仅1纲,纲下按5个大分支建立5个目,目下的科级单位除目4比较复杂外,余者均只分1科,具体的分类命名将在有关论文中另行论述。

4 讨 论

4.1 分支分析方法的选择 分支分析运算的方法较多,最早常应用国外的WAGNER程序和PAUP程序等。近几年来,国内学者先后确立了不少运算方法,如最大同步法、最小平行进化法、演化极端结合法(徐克学,1994a, 1993a, 1993b, 1989)和中值淘汰法(李朝鑫, 1990)。由于本文运算的矩阵较大,因此大多数运算程序不能用,只有“演化极端结合法”才适用,本文主要是应用此法进行运算的。由于该方法仅有一个“解”,故在结果的确定上缺乏比较选择的余地。从理论上而言,生物的进化只沿着一个路线进行的,因此也只能有一个“解”。但是,分类学家在进行有关生物系统发育的研究时,因受各方面因素的限制,几乎不可能获得理论上的正确“解”,只能获得一个近似“解”(特别是在分类单位较多的类群中)。如果分支运算的方法能提供多个“解”,当这些“解”的可靠性(简约系数)相同和接近时,则分类学家可以利用对所研究类群的深入了解,按照传统的分类方法,进行比较分析,以获得一个最合理的(近似)“解”。从这一点而言,多“解”的分支运算方法比单“解”的方法有一定的优越性。另一方面,虽然分支系统学在理论和方法上具有先进性,但在实际操作上,鉴于不可能获得唯一正确的“解”这一客观事实,因此仍需要应用其他的分类学方法进行必要的补充。

4.2 关于性状的和谐性分析 由于多种原因,在分支分析中不可避免地常出现性状极性方向的不协调或矛盾的现象(李岗, 1993),因此有必要对不协调的性状极性进行再分析。徐克学确立的和谐分析法(徐克学, 1994a)对调整不协调的性状极性是很有效的,本文应用这一方法,获得了较好的效果。但由于受目前研究和认识水平的限制而导致一些性

状信息本身的不全面性,因此在和谐分析中不可能把所有的性状极性调整到最和谐的状态(和谐系数为0)。如本文的性状33——生活方式(1),它只有2个状态:自由活动和附生。和谐分析的结果显示它的不和谐系数高达0.7353,但又无法进行调整,因为根据极性分析的几个原则,在裸藻类中自由活动的生活方式明显是原始状态,且是绝大多数种类的特性;而附生特性,只有在少数演化上比较高级的种类所具有,因此是衍征状态。这样虽然不和谐系数很高,但很难进行协调。这种不可调整性可能是因为对性状研究的不全面深入所致,也可能分析的方法有待改进。鉴于以上原因,本文的性状极性只能是基本上达到和谐状态,这样也可使本文分支运算的结果基本上合理可靠。

鉴于上述讨论的原因,可以认为:由于人们受认识和研究水平的局限,以及运算方法上存在一定程度的不足,因此分支分析的结果是不可能达到百分之百的完美,只能基本上正确地反映一个类群的演化过程,本文的结果就是如此。

4.3 与其他分类系统进行比较 分支分析的结果与 Leedale 的分类系统(Leedale, 1978, 1967),有不少的相似之处,在第一大分支中(分支点51)多数属是属于 Leedale 系统中的 Sphenomonadales 目,只是加进了 Heteronematales 目的一些属;第二大分支(分支点48)是 Leedale 系统中 Heteronematales 目的主要属;第三大分支(分支点62)的主体是 Leedale 系统中 Euglenales 目的绿色种类;第四大分支(分支点58)的情况较为复杂,它主要包含了 Leedale 系统中的 Euglenales 目的一部分属以及 Rabdomonadales 目中的大部分属;第五大分支(分支点37)即是 Leedale 的 Euglenomorphales 目。由以上比较可以看出 Leedale 的分类系统虽然他是遵循了传统的分类原则和方法进行的,但仍有不少可取的地方。

Leedale 根据叶绿体的内共生学说又于1978年提出了裸藻类共生演化的假设和相应的演化途径。他的假设与本文分析研究的结果存在有一定的相似性。同时,本文的分析结果与 Nancy(Nancy *et al.*, 1994)主要是根据鞭毛器超微结构和内共生学说提出的“关于裸藻类演化趋势”相比较,也基本上是一致的。但是在对腐生性无色裸藻的演化问题上, Nancy 和 Leedale 都认为除了由绿色裸藻经失去叶绿体发展形成外,也可能由吞食性的无色裸藻直接发展而成的。

4.4 裸藻属中亚属的分类问题 裸藻属 *Englena* 的种类很多,由于形态上的差异(叶绿体、蛋白核、副淀粉、表质硬化程度等)被一些学者分成多个亚属,其中 Pringsheim 将其分成5个亚属的观点比较合理,即分成 *Radiatae*, *Catilliferae*, *Lentiferae*, *Serpentes*, *Rigidiae* 5个亚属(Pringsheim, 1956),它们也是本文的基本分类单位。但分支分类的结果表明它们间的演化方向和程度除 *Lentiferae* 和 *Serpentes* 一致外都有明显的不同,加之形态特征上的差异,因此,笔者认为除 *Lentiferae* 和 *Serpentes* 可合并外,其他均可各自独立成属。

4.5 关于某些特征出现多次平行演化的问题 在裸藻类演化过程中的有些特征,特别是叶绿体和感光器的消退、一条鞭毛的退缩和消失均多次平行地重复出现,这可能与这些性状的特性有关。因为按照内共生起源的观点,裸藻类的叶绿体是经共生获得的(Lee, 1989; Gibbs, 1987, 1981),因此它与细胞的关系尚存在着一定程度的不紧密性,这种不紧密性可在现代绿色裸藻类中(不论其演化程度多高)普遍存在叶绿体消退的现象而得到证明。由于这种不紧密性,致使裸藻类在演化过程中能多次平行地出现绿色裸藻失去叶

绿体而转化为腐生性无色裸藻的现象。感光器是伴随着叶绿体而形成的一个特征,因此在演化过程中它是伴随着叶绿体的消退而消退。一条鞭毛的退缩消失,这很可能反映了裸藻类具有从双鞭毛向单鞭毛演化的强烈趋势——进化潜势(即生物进化是受空间的内在潜势所控制的)(周明镇等,1983),致使裸藻类在演化过程中,也多次出现一条鞭毛的退缩消失。

4.6 内共生起源与裸藻的演化关系 裸藻类按其系统发育上的独立性,已被认为是生物演化过程中的一个独立支系,但是它所特有的动植物双重性状,很可能与它的内共生起源有关。目前已有证据证明这种内共生起源的正确性(Gibbs, 1981, 1978; Tribe *et al.*, 1981; 李靖炎, 1979)而且也只有内共生理论才能解释裸藻类所特有的性状,尤其是关于它的叶绿体与细胞核的相互共存以及其动植物兼性等特性的解释。本文分析了裸藻类的系统发育,其分析的结果可基本上确立吞食性的无色裸藻类是原始的类群;以后由于内共生的发生而获得叶绿体,进而发展成自养性的绿色裸藻类;在自养性绿色裸藻的演化过程中,由于叶绿体的消退而反向形成腐生性的无色裸藻。裸藻类的这一演化过程,反映了生物演化过程的多样、复杂、曲折和反复,这也反映了哲学上的一个普遍规律——物质运动具有螺旋式上升(或波浪式前进)的发展特点。

参 考 文 献

- 李岗. 1993. 分支系统学评述. 植物分类学报. 31: 80~99
- 李朝鑫. 1990. 一个新的分支系统分析方法——中值淘汰法. 植物分类学报. 28: 34~53
- 李靖炎. 1979. 细胞在生命进化历史中的发生——真核细胞的起源. 北京: 科学出版社. 1~237
- 周明镇等译编. 1983. 分支系统学译文集. 北京: 科学出版社. 1~208
- 徐克学. 1989. 分支分类的一种计算方法——最大同步法. 植物分类学报. 27: 232~239
- 徐克学. 1993a. 分支分类学的一种计算方法——最小平行进化法. 植物分类学报. 31: 578~586
- 徐克学. 1993b. 演化极端结合分支分类方法. 武汉植物学研究. 11: 223~231
- 徐克学. 1994a. 分支分类学中和谐性概念与和谐分析方法. 植物分类学报. 32: 380~388
- 徐克学. 1994b. 数量分类学. 北京: 科学出版社. 1~340
- Buetow D E. 1968. The biology of *Euglena*. New York and London: Academic press. V. I: 1~359. V. II: 1~417
- Christen H R. 1962. Zur Taxonomie der farblosen Eugleninen. Nova Hedwigia. 4: 437~463
- Gibbs S P. 1978. The chloroplasts of *Euglena* may have evolved from symbiotic green algae. Can J Bot. 56: 2883~2889
- Gibbs S P. 1981. The chloroplasts of some algal groups may have evolved from endosymbiotic eukaryotic algae. Annals New York Academy of Sciences. 361: 193~208
- Hennig W. 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana: University of Illinois Press. 1~263
- Hindak F. 1982. The forming of *Trachlemonas*——like resting cysts in the genus *Euglena* or a new representant of Euglenophyceae. Biologia (Bratislava). 37: 873~879
- Hollande A. 1942. Etude cytologique et biologique de quelques Flagelles libres. Arch Zool Exper Gen. 83: 73~170
- Huber-Pestalozzi G. 1955. Das Pgytoplankton des Susswassers. 4 Teil. Euglenophyceen. Die Binnengewasser 16. Stuttgart. 1~606
- Lee R E. 1989. Phycology. Cambridge: Cambridge University press. 1~644
- Leedale G F. 1967. Euglenoid flagellates. Prentice-Hall. Englewood Cliffs. N. J. 1~221
- Leedale G F. 1978. Phylogenetic criteria in Euglenoid flagellates. Biosystems. 10: 183~187
- Nancy S F. Patricia L W. 1994. Evolutionary trends in euglenoids. Arch Protistenkd. 144: 221~225

- Margulis L. 1970. *Origing of Eukaryotic Cell*. New Haven: Yale University Press. CT
- Patricia L W. Nancy S D. 1993. A comparision of paraxial rods in the flagella of euglenoids and kinetoplastids. *Arch Protistenkd*. **143**: 177~194
- Pringsheim E G. 1948. Taxonomic problems in the Euglenineae. *Biol Rev Cambridge Phil Soc*. **23**: 46~61
- Pringsheim E G. 1956. Contribution towards a monograph of the genus *Euglena*. *Nova Acta Leopldiana*. **18**: 1~168
- Smith. G. M. 1950. *The Freshwater Algae of the United States*. New York: McGran-Hill Book Company. 1~719
- Tribe M. Morgan A. Whitaker P. 1981. *The Evolution of Eukaryotic Cells*. London: Edward Arnold. 1~60

牛膝属一新变种

A NEW VARIETY OF *ACHYRANTHES BIDENTATA* BI. (AMARANTHACEAE) FROM SICHUAN

密毛牛膝 新变种

Achyranthes bidentata Blume var. *Villosa* J. L. Lin, var. nov.

A var. *bidentata* differt. plantis ubique dense villosis, foliis ellipticis, interdum obovato-ellipticis, punctatis, apice breviter acuminatis vel longe acuminatis, basi late cuneatis interdum obtuso-cuneatis, spicis longioribus, 5~15 cm longis, perianthiis manifeste vel leviter obscure trinerviis.

Sichuan (四川): Xichang (西昌), Mapingba (马坪坝); alt. 1600m, 1995-10-27, J. L. Liu (刘建林) 601 (holotype deposited in herbarium, Xichang Agricultural School, Sichuan).

本变种与原变种牛膝 *Achyranthes bidentata* Blume 相似, 但全株密被灰白色开展长柔毛。叶片椭圆形, 有时倒卵状椭圆形, 具细小腺点, 先端短渐尖至长渐尖, 基部阔楔形, 有时钝状楔形; 穗状花序较长, 长 5~15 cm; 花被片明显或稍不明显三脉。

生乔木或灌木林下草丛中, 常单独聚生, 有时和少毛牛膝 *A. bidentata* Blume var. *japonica* Miq. 及土牛膝 *A. aspera* L. 混生。

刘建林(四川西昌农业高等专科学校, 西昌 615013)

Liu Jian-lin (Xichang Agricultural School, Xichang 615013)